© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

# Winterschlaf des Alpenmurmeltieres (*Marmota marmota*)

W. ARNOLD

## Abstract

The most important adaptation of marmots for inhabiting harsh alpine habitats is their ability to hibernate. By reducing metabolic rate to 3-5 % of the summer level, body temperatures may decrease to 2.6° C. However, marmots can remain in this state with extremely low energy consumption only for a limited period of time. They regularly interrupt torpor after approximately 12 days and rewarm for about one day to body temperatures of on average 34.5° C, which is still 3.7° C below the average body temperature during summer. During deep torpor marmots remain sensible against external stimuli and again increase metabolic heat production below a critical temperature threshold in order to avoid a further decrease of body temperature and the risk of death from exposure to cold. In natural hibernacula, such temperature conditions exist for most of the hibernation period.

An endogenous circannual rhythm and the seasonal changes of daylength as an external Zeitgeber play an important role for regulating the annual changes of body mass and readiness to hibernate. Marmots fuel their metabolism during winter entirely from body fat accumulated during summer and lose on average one third of their autumn body mass. The herbivorous marmots emerge from hibernation long before the thaw is completed and hence continue to depend on fat reserves after termination of hibernation. The total energy requirements during the fastening period cannot be decreased sufficiently by solely reducing metabolic rate, particularly not by juveniles which have only 3 month available for accumulating fat reserves for a hibernation period of 6-7 month. In order to further reduce their energy demands marmots hibernate in groups of up to 20 individuals. They reduce individual heat loss to the cold environment by huddling close together and synchronizing their regular changes from torpor to high body temperatures. In addition, the most vulnerable juveniles are located in the middle of the huddling group and related adult group members actively warm juveniles during winter by slightly increasing their body temperatures or by additional interruptions of torpor.

Stapfia 63,
zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums,
Neue Folge Nr. 146 (1999), 43-56

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

## Einleitung

Die wohl wichtigste Eigenschaft, die es Murmeltieren ermöglicht Hochgebirge zu besiedeln, ist ihre Fähigkeit zum Winterschlaf. Ohne diese Fähigkeit könnten sie den Winter in diesem unwirtlichen Lebensraum nicht überstehen. Die vielleicht noch nutzbaren Reste der vertrockneten Pflanzen des vergangenen Sommers sind dort unter über Monate hinweg unter einer mächtigen Schneedecke begraben und selbst den großen Pflanzenfressern kaum mehr zugänglich. Frisches Grün wird es frühestens im April, nach dem Ende der Schneeschmelze wieder geben. Hinzu kommt die Kälte während der Wintermonate, die kleinere Säugetiere besonders hart trifft. Aufgrund des ungünstigeren Verhältnisses von Körperoberfläche zu Körpervolumen sind die Wärmeverluste bei ihnen besonders hoch und sie müssen pro g Gewicht wesentlich mehr Energie aufwenden, um die Körpertemperatur ($T_b$) auf dem für Säugetiere typischen, hohen Niveau zu halten.

Wie Alpenmurmeltiere diese Probleme lösen, läßt uns schon Conrad GESNER (1669) in seinem „Thierbuch" wissen: „Wann dann die Berg mit Schnee bedeckt werden/ welches ungefehr umb S.Michaels Tag geschicht/ so verbergen oder verschlieffen sich dieselben in ihre Herberg/ verschliessen und verstopfen die Außgäng so hart mit Erden/ daß mä leichter durch andere darneben liegende Ort/ dann eben durch solches Erdreich/ so sie in die Löcher gestopfet haben/ mit Eysen, Bickel oder Hauen graben kan. Also liegen sie sicher vor dem Wind/ Regen und Kälte bewahrt/ und schlaffen den ganzen Winter biß auff den Lenz/ ohne Speiß und Tranck/ zusammen gekrümmet/ wie ein Igel. Es sollen aber ihrer mehrentheils 5. 7. 9. oder 11. auch bißweilen mehr in einem Loch beyeinander schlaffen liegen. Daher ist ein Sprichwort bey den Einwohnern der Alpen im Brauch: Er muß seine Zeit geschlaffen haben wie ein Murmelthier. Sie schlaffen auch den Winter über/ ob man sie schon in Häusern auffzeucht und ernähret: Aber wann man sie in Fässern oder anderen Geschirren ins Heu beschließen will/ muß man ihnen durch gebohrte Löcher Lufft lassen/ sonst ersticken dieselbigen." (S. 269). Obwohl hier bereits wesentliche Merkmale des Winterschlafes von Alpenmurmeltieren beschrieben werden, so blieb die Erforschung der physiologischen Grundlagen und der Konsequenzen für den Energiehaushalt nachfolgenden Generationen vorbehalten und eine Reihe wichtiger Fragen sind bis heute nicht beantwortet.

## Physiologische Veränderungen

Winterschlafende Murmeltiere sind ganz kalt und unbeweglich, und ihre Lebensfunktionen sind auf ein Minimum reduziert. In diesem Zustand der Kältestarre ähneln sie auf den ersten Blick einem toten Tier viel mehr, als einem lebenden. DUBOIS, der als Erster den Winterschlaf des Alpenmurmeltieres mit naturwissenschaftlichen Methoden untersuchte, registrierte im tiefen Torpor eine Rektaltemperatur von 11° C und gleichzeitig nur mehr 3-4 Herzschläge pro Minute. Die Atmung war auf vier Züge pro Minute reduziert (DUBOIS 1896). Obwohl für die damalige Zeit beachtlich, geben diese Ergebnisse nur ein ungenaues Bild der tatsächlichen Reduktion der Stoffwechselintensität wieder. Insbesondere die Atmungsfrequenz ist ein unzuverlässiges Maß, da im tiefen Winterschlaf befindliche Tiere sehr unregelmäßig, mit einem Wechsel von langen Atempausen und rasch aufeinanderfolgenden, tiefen Zügen atmen. Das präziseste Maß zur Quantifizierung der Stoffwechselintensität ist der Sauerstoffverbrauch, denn Tiere gewinnen die Energie für ihre Lebensvorgänge ausschließlich aus der Oxydation von Nährstoffen. Die Messung des Sauerstoffverbrauches mittels der sogenannten „indirekten Kalorimetrie" ist deshalb auch die Standardmethode zur Bestimmung der Stoffwechselrate im Labor. Das Versuchstier wird hierzu in eine Meßküvette gesetzt, durch die Luft gepumpt wird. Über die genaue Messung des Pumpvolumens und der Abnahme der Sauerstoffkonzentration in der ausgeatmeten Luft gegenüber der eingeatmeten kann die Sauerstoffaufnahme exakt bestimmt werden.

Im tiefen Winterschlaf sinkt die Stoffwechselrate eines Murmeltieres auf ein Minimum von 14 ml Sauerstoffverbrauch pro Stunde und kg Körpergewicht (Abb. 2). Verglichen mit der basalen Stoffwechselrate im Sommer bedeutet dies eine Reduktion des

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Energieverbrauches auf 3-5 Prozent des mittleren Sommerwertes (ORTMANN & HELDMAIER 1999). Selbst während der kurzen Unterbrechungen des Winterschlafes (s.u.) befinden sich Murmeltiere physiologisch in einem Sparzustand, der sich von dem der Sommermonate unterscheidet. Die durchschnittliche $T_b$ von freilebenden Murmeltieren beträgt im Sommer 37,7° C (TÜRK & ARNOLD 1988), die ser Phase nicht die vorhergesagte Abhängigkeit von der $T_b$; die minimale Stoffwechselaktivität stellt sich bereits lange vor dem Erreichen der minimalen $T_b$ ein. Diese Befunde führten zu der alternativen Auffassung, daß Winterschläfer nicht primär die $T_b$ regeln, sondern die Stoffwechselintensität selbst. Die Reduzierung der Stoffwechselrate führt dann aufgrund der verminderten Wärmeproduktion

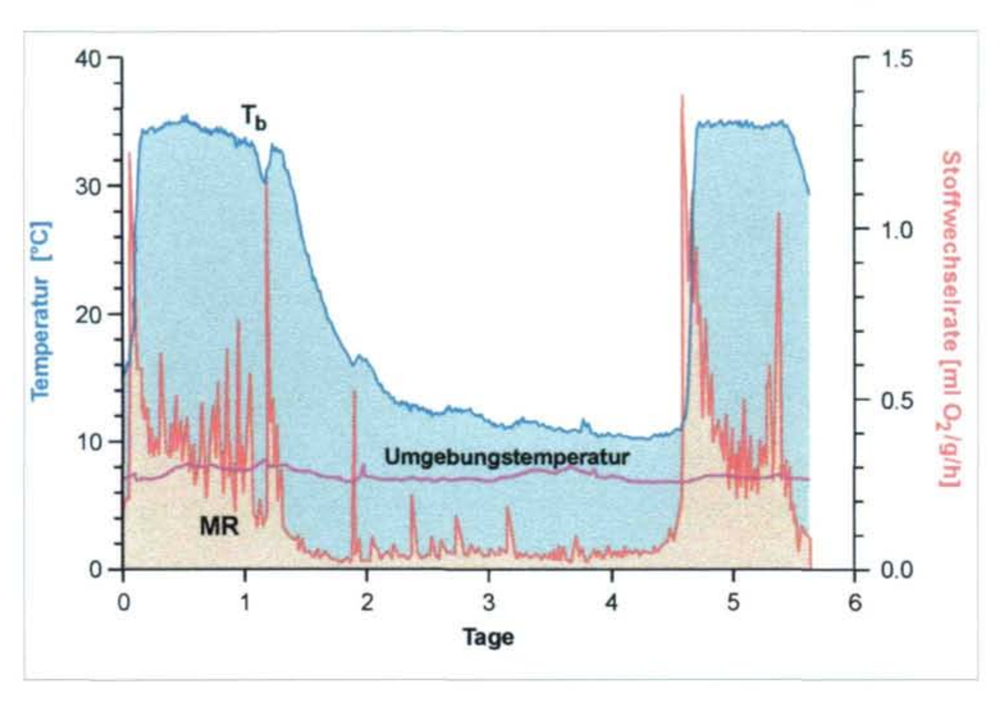



**Abb. 1:**
**Veränderung der Körpertemperatur ($T_b$) und der Stoffwechselrate (MR, Sauerstoffverbrauch pro g Körpergewicht und Stunde) während einer Winterschlafepisode bei einem im Labor gehaltenen Alpenmurmeltier. Mit der zeitweiligen Aufgabe der hohen Körpertemperatur sinkt der Energiebedarf auf einen Bruchteil des Ausgangswertes und steigt während der Wiedererwärmung auf ein Vielfaches der niedrigsten Stoffwechselrate im tiefen Winterschlaf an (nach ORTMANN 1997).**

von wachen Murmeltieren im Winter aber nur 34,3° C (ARNOLD 1995). Dementsprechend ist der Sauerstoffverbrauch von wachen Wintertieren mit 190 ml pro Stunde und kg Körpergewicht um ca. 50 Prozent niedriger als der von Sommertieren (ORTMANN & HELDMAIER 1999).

Eine derzeit unter Winterschlafexperten heiß diskutierte Frage ist, wie es zu dieser enormen Verringerung der Stoffwechselintensität kommt. Die traditionelle Sicht geht von der Tatsache aus, daß biochemische Vorgänge temperaturabhängig sind. Diese Schule betrachtet eine reduzierte Stoffwechselrate als Folge der niedrigeren Geschwindigkeit, mit der chemische Reaktionen bei tiefen Temperaturen ablaufen und sieht die Körpertemperatur als die entscheidende Größe an, die vom winterschlafenden Tier reguliert wird. Wie aus Abb. 1 ersichtlich, ist der Sauerstoffverbrauch aber am niedrigsten während der Eintrittsphase in den Winterschlaf und zeigt während diezum Absinken der $T_b$ (ORTMANN & HELDMAIER 1999, HELDMAIER & RUF 1992).

Ein weiteres Argument dafür, daß Veränderungen in der Stoffwechselrate nicht das Resultat von Veränderungen der $T_b$ sind, sondern ihre Ursache, ist aus dem Verhalten der Tiere abzuleiten. Wäre nämlich ein Absenken der $T_b$ Voraussetzung für die energiesparende Verringerung der Stoffwechselrate, dann sollten die Tiere beim Eintritt in den Winterschlaf versuchen möglichst schnell auszukühlen. Genau das Gegenteil ist aber der Fall. Winterschlafende Tiere nehmen in der Regel eine eng eingerollte Körperhaltung ein, wobei der Kopf zwischen den Hinterbeinen ruht und vom Schwanz bedeckt wird. Diese kugelige Körperhaltung verringert die Körperoberfläche und verlangsamt dadurch das Auskühlen.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

## Das Rätsel des periodischen Erwachens

Sogenannte „echte Winterschläfer", zu denen auch das Alpenmurmeltier gezählt wird, senken ihre $T_b$ über lange Zeiträume ab, um dann wieder regelmäßig für kurze Zeit auf eine hohe Körpertemperatur aufzuwärmen. In der Fachterminologie der Winterschlafphysiologie spricht man von längeren Intervallen der Kältestarre oder des „Torpors", die sich mit kurzen Episoden der „Euthermie" abwechseln. Die Wiedererwärmung des Körpers erfolgt durch Muskelzittern, der typischen Reaktion von Säugetieren auf Unterkühlung und durch Wärmebildung in einem dafür spezialisierten Gewebe, dem sogenannten „braunen Fett". Im Gegensatz zu Zellen des weißen Fettes enthalten braune Fettzellen viele kleine Fetttröpfchen und eine hohe Anzahl von Mitochondrien, den Kraftwerken einer Zelle – daher auch die typische Farbe. Die Wärmeproduktion erfolgt im braunen Fett auf überaus effiziente Weise. Der komplizierte biochemische Prozeß, der dabei abläuft, ist mittlerweile gut verstanden und soll hier nur in aller Kürze geschildert werden. In den Mitochondrien der braunen Fettzellen wird ein sogenanntes „Entkopplerprotein" gebildet, das die oxydative Phosphorilierung in der Atmungskette unterbindet. Als Folge wird die gesamte Energie aus der Verbrennung von Nährstoffen in den Mitochondrien als Wärme freigesetzt, ähnlich wie sich eine kurzgeschlossene Batterie erhitzt.

In der Summe machen die Euthermiephasen nur etwa 20 Prozent der gesamten Winterschlafzeit aus (Abb. 5), energetisch gesehen sind sie aber von großer Bedeutung. Aus Messungen des Sauerstoffverbrauches während der verschiedenen Winterschlafabschnitte wurde berechnet, daß bei 5° C im Labor gehaltene Alpenmurmeltiere ca. 57 Prozent der gesamten, während des Winterschlafes benötigten Energie während der Euthermiephasen verbrauchen, 15 Prozent während der Aufwärmphasen zur Euthermie, und nur 28 Prozent während der Torpor-Intervalle (HELDMAIER et al. 1993).

Warum die echten Winterschläfer regelmäßig zur Euthermie zurückkehren, ist ein nach wie vor unverstandenes Phänomen. Es muß offensichtlich eine wichtige Funktion haben, wenn man die hohen energetischen Kosten dieses Verhaltens bedenkt. Es wurden die verschiedensten Hypothesen zur Erklärung des Phänomens des periodischen Erwachens formuliert und in intensiver Forschungsarbeit untersucht. Zunächst wurde eine Erklärung favorisiert, die sich aufgrund des Verhaltens der Tiere aufdrängte. In den Euthermiephasen verlassen die Tiere ein- bis mehrmals das Nest, um sich in einer eigens dafür vorgesehene Nebenkammer des Baues, der Latrine, zu entleeren. Es lag daher nahe anzunehmen, daß sich während der Torporphase im Körper Stoffwechselprodukte ansammeln, die ab einer bestimmten Menge unbedingt entfernt werden müssen. Für Winterschläfer, die nur von Körperfettreserven zehren, wie Murmeltiere, stand diese Erklärung von Anfang an auf wackeligen Füßen, denn bei der Fettverbrennung entstehen nämlich nur Wasser und Kohlendioxid als Abbauprodukte und keine potentiell giftigen Substanzen, wie aus dem Eiweißabbau, die mit dem Urin ausgeschieden werden müssen. Als weitere Prozesse, die möglicherweise nur bei hoher $T_b$ ablaufen können, wurde die Wiederherstellung eines ausreichenden Glukosespiegels im Blut, oder eines zellulären Elektrolytgleichgewichtes in Betracht gezogen. Wirklich überzeugende experimentelle Bestätigung erfuhr bisher allerdings keine dieser Hypothesen.

In jüngerer Zeit beschäftigte sich die Winterschlafforschung ausgiebig mit einem auf den ersten Blick eher befremdlichen Erklärungsversuch für das periodische Erwachen. Es wurde postuliert, daß der Winterschlaf unterbrochen wird, um zu schlafen (DAAN et al. 1991). Obwohl Winterschlaf als ein physiologischer Zustand betrachtet werden kann, der sich aus dem Schlaf ableitet (FLORANT et al. 1978), scheint echter Tiefschlaf bei niedrigen Hirntemperaturen nicht möglich zu sein. Es zeigte sich nämlich, daß beim tief winterschlafenden Tier keine Hirnströme mehr meßbar sind und deshalb die typischen EEG-Muster des Schlafes auch fehlen. In der Tat verbringen Winterschläfer nach dem Wiedererwärmen aus dem Torpor die meiste Zeit der Euthermiephase schlafend und sie schlafen besonders tief unmittelbar nach dem Aufheizen. In verschiedenen Ver-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

suchsreihen, vor allem an Zieselarten, wurden Torporphasen experimentell verkürzt, um den Effekt auf das nachfolgende Verhalten in der Euthermie zu studieren und in der Tat folgten dann in der Regel kürzere Euthermieintervalle, während derer die Tiere weniger intensiv schliefen. Diese ersten Befunde, die die Schlafdeprivationshypothese unterstützten, wurden mittlerweile durch weitere Experimente aber wieder relativiert (STRIJKSTRA 1999). Nach dem heutigen Stand der Winterschlafforschung scheint die wiederholte Rückkehr zur Euthermie notwendig zu sein, um beschädigte neuronale Schaltkreise wiederherzustellen. Tiefe $T_b$ beeinträchtigt wahrscheinlich die Verbindungen zwischen Nervenzellen und damit ihre Kommunikation untereinander, vor allem auch in Hirnarealen, die für die Thermoregulation wichtig sind. Die bisher vorhandenen Befunde aus Laboruntersuchungen lassen sich jedenfalls mit dieser Sichtweise vereinbaren. Eine rundum überzeugende Erklärung warum Winterschläfer ihren energiesparenden Torpor regelmäßig unterbrechen, gibt es aber bis heute nicht. Ohne Zweifel wird dieses Thema weiterhin ein Mittelpunkt des wissenschaftlichen Interesses in der Winterschlafforschung bleiben und, vielleicht am Modell Murmeltier, zu Erkenntnissen führen, die auch für die Humanmedizin von Bedeutung sind.

## Thermoregulation im tiefen Winterschlaf

Murmeltiere bleiben selbst im tiefen Torpor sensibel gegen Umweltreize wie Lärm und Berührung, vor allem aber gegenüber Änderungen der Umgebungstemperatur. Obwohl die $T_b$ im tiefen Winterschlaf bis nahe an die Umgebungstemperatur sinkt und ihr passiv über einen weiten Bereich folgt, bleibt die $T_b$ stets eine regulierte Größe. Offensichtlich wird diese Tatsache, wenn die Umgebungstemperatur nahe an den Gefrierpunkt sinkt und das winterschlafende Tier damit in die Gefahr des Erfrierens gerät. Bevor dies geschieht, beginnen Murmeltiere wieder Wärme zu produzieren, um ein weiteres Auskühlen zu verhindern. Im Labor erhöhen einzeln gehaltene Tiere bereits ab einer Umgebungstemperatur von 5°C wieder ihre Wärmeproduktion und steigern ihre Stoffwechselintensität linear mit weiter sinkenden Umgebungstemperaturen (Abb. 2).

Diese Wärmeproduktion erfolgt dabei nicht gleichmäßig, wie am Sauerstoffverbrauch zu sehen ist, sondern in Schüben, die mit sinkender Umgebungstemperatur immer intensiver werden (Abb. 3). Die Stoffwechselintensität kann während eines Wärmepro-

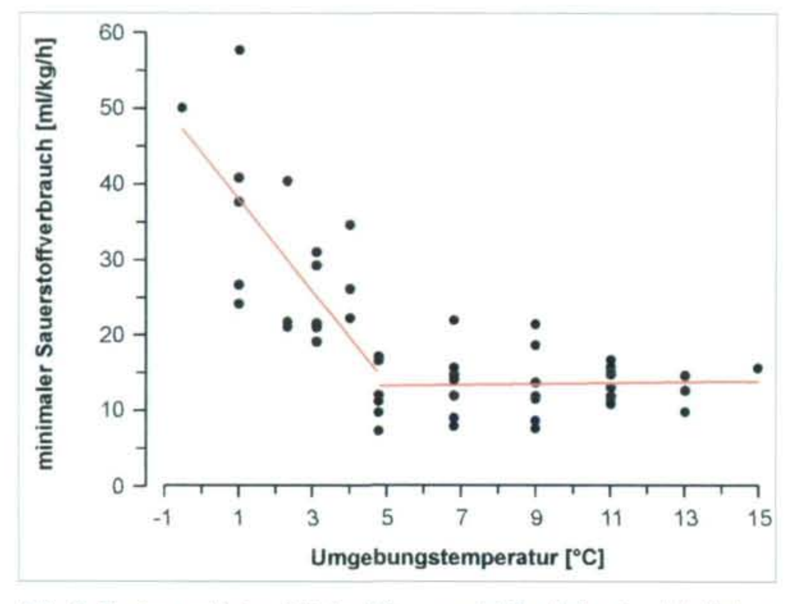



**Abb. 2:** Minimaler Sauerstoffverbrauch bei einzeln winterschlafenden Alpenmurmeltieren und der Einfluß der Umgebungstemperatur (nach ARNOLD et al. 1991).

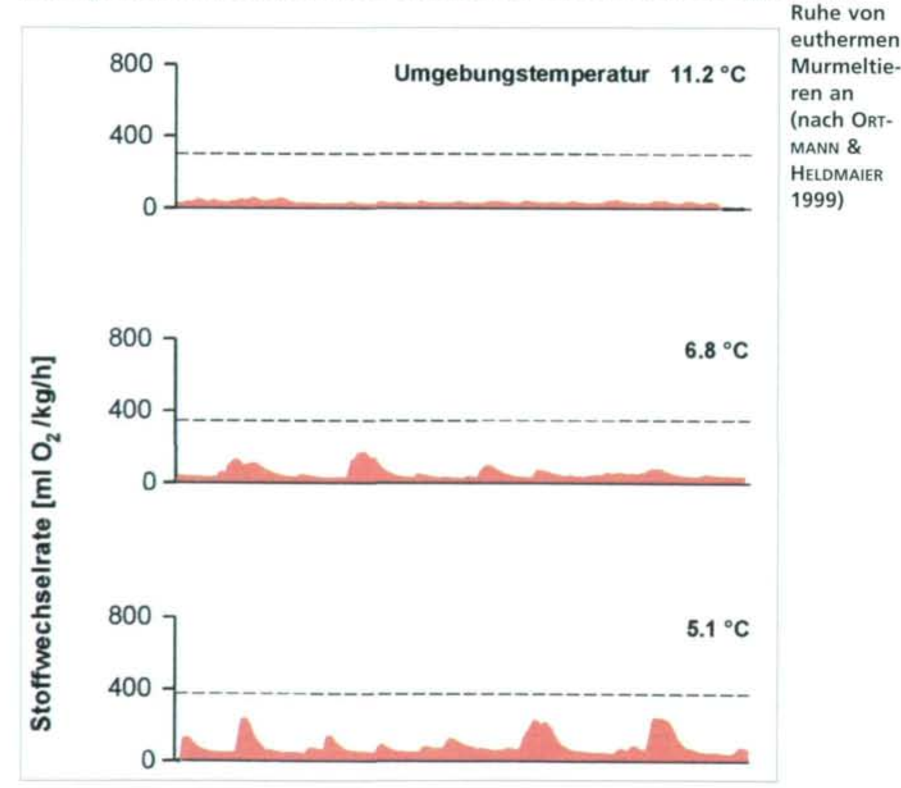



**Abb. 3:** Muster und Intensität der Wärmeproduktion bei unterschiedlichen Umgebungstemperaturen. Jedes Teilbild zeigt den Verlauf des Sauerstoffverbrauches während einer kontinuierlichen Messung über 24 Stunden bei gleichbleibender Umgebungstemperatur. Die gestrichelte Linie gibt das Niveau der Stoffwechselrate in Ruhe von euthermen Murmeltieren an (nach ORTMANN & HELDMAIER 1999)

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

duktionsschubes sogar bis über das hohe Niveau steigen, das im Wachzustand für die Aufrechterhaltung der Euthermie erforderlich ist (ORTMANN 1997). Derart intensive Schübe der Wärmeproduktion zeigen sich dann nicht nur im Sauerstoffverbrauch, sondern auch im Verlauf der $T_b$. Die im tiefen Torpor normalerweise sehr glatte $T_b$-Kurve bekommt bei verstärkter Thermoregulation im tiefen Torpor einen wellenähnlichen Verlauf (Abb. 5, Torporphasen im Jänner und Februar, insbesondere erste Torporphase im März).




**Abb. 4:**
**Computergesteuerte Empfangs- und Aufzeichnungsanlage für telemetrisch übermittelte Körper- und Bautemperaturen im Freiland. Die Stromversorgung erfolgte über Batterien, die in etwa zweiwöchentlichen Abständen aufgeladen wurden.**

Auf zu tiefe Umgebungstemperaturen, vor allem auf ein rasches Absinken, reagieren Murmeltiere nicht mehr mit einer graduellen Wärmeproduktion, sondern mit der vollständigen Rückkehr zur Euthermie. Zur Funktion dieser Alarmreaktion gibt es verschiedene Überlegungen: Sehr tiefe Umgebungstemperaturen erfordern die Aufrechterhaltung eines relativ hohen Unterschiedes zwischen Umgebungstemperatur und der noch erträglichen $T_b$. Wenn diese energieaufwendige Situation länger anhält, ist es möglicherweise unausweichlich, den Körper gleich zur Euthermie zu erwärmen, da sonst die Gefahr des Erfrierens besteht. Bei niedriger $T_b$ laufen die biochemische Vorgänge in den Zellen unvermeidlich langsamer ab und eine nachhaltig hohe Stoffwechselintensität kann vermutlich nur bei hoher $T_b$ verwirklicht werden. Die Alarmrückkehr zur Euthermie aufgrund rasch sinkenden Umgebungstemperaturen deutet dagegen auf die alternative Erklärung hin, daß Murmeltiere damit auf andere Gefahren als auf die Kälte reagieren. Rasche Veränderungen der Umgebungstemperatur gibt es in natürlichen Bauen während des Winters normalerweise nicht (ARNOLD et al. 1991); sie sind eigentlich nur möglich, wenn der Bau von außen geöffnet wurde, oder wenn Wasser eingebrochen ist und in diesen Fällen ist es für die Tiere lebenswichtig, so rasch wie möglich wieder bewegungs- und reaktionsfähig zu werden.

## Verlauf des Winterschlafes im natürlichen Lebensraum

Alle bisher vorgestellten Erkenntnisse zum Winterschlaf stammten aus Untersuchungen an Tieren, die im Labor gehalten wurden. Solange es um die Identifizierung physiologischer Mechanismen geht, ist dies kein Nachteil, im Gegenteil, viele Experimente können sogar nur im Labor unter genau kontrollierten Bedingungen durchgeführt werden. Anders verhält es sich aber mit Untersuchungen, die einen ungestörter Verlauf des Winterschlafes voraussetzen, wie etwa die Abschätzung des Energiebedarfes während der Überwinterung, oder die Bestimmung physiologischer Werte, wie tiefste $T_b$, durchschnittliche Torpordauer, etc.. Wegen der selbst im tiefen Winterschlaf anhaltenden Sensibilität von Murmeltieren gegenüber Außenreizen bleiben Laborergebnisse hier fragwürdig und man ist auf die Untersuchung im natürlichen Lebensraum angewiesen, ein Unterfangen das bei Murmeltieren allerdings aufgrund der logistischen Probleme im Hochgebirge lange Zeit nicht durchführbar schien.

Die rasante Entwicklung bei der Minituarisierung elektronischer Bauteile eröffnete aber neue, bisher ungeahnte Möglichkeiten. Miniatursender zur telemetrischen Messung von Temperaturen mit erstaunlicher Sendeleistung wurden verfügbar und der Winterschlaf von Alpenmurmeltieren konnte erstmals im Freiland im Rahmen des Langzeitforschungsprojektes im Nationalpark Berchtesgaden (siehe Kap. „Verzögerte Abwanderung und gemeinschaftliche Jungenfürsorge") untersucht werden. Dazu wurde Murmeltieren im

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Spätsommer ein Sender in die Bauchhöhle implantiert, der seine Signale in temperaturabhängigen Abständen ausstrahlte. Diese Sender beeinträchtigten die Tiere in keiner Weise. Die mittlerweile 89 Individuen, die solche Implantate oft über mehrere Jahre trugen, hatten die gleichen Überlebensaussichten und den gleichen Fortpflanzungserfolg wie Tiere, die keine Sender hatten (FREY-ROOS 1998). Diese gute Verträglichkeit verwundert nicht weiter, wenn man bedenkt, daß sich in der Leibeshöhle eines erwachsenen Murmeltieres im Herbst oft mehr als 2 kg Fett befinden – ein Sender von ca. 35 g fällt da nicht mehr ins Gewicht. Über eine vor der Implantation ermittelte Eichkurve war es möglich, durch Messung der Zeitabstände zwischen zwei Signalen eines Senders dessen Temperatur und damit die Körpertemperatur des Murmeltieres auf etwa 0,1° C genau zu bestimmen. In gleicher Weise wurden über Sender, die in die Nestkammern von Bauen noch im Sommer eingebracht worden waren, die Umgebungstemperaturen gemessen, denen die Tiere während des Winters ausgesetzt waren. Die Signale aus den Winterbauen konnten trotz einer mächtigen Schneedecke über mehrere hundert Meter empfangen werden. Mit einer batteriebetriebenen, computergesteuerten Anlage, die in der Nähe der Winterbaue aufgestellt war, wurde sowohl der Verlauf der Körpertemperatur von winterschlafenden Murmeltieren als auch der Verlauf der Umgebungstemperatur in ihren Nestern kontinuierlich über die gesamte Winterschlafzeit hinweg aufgezeichnet (Abb. 4) (ARNOLD 1995).

Ein erstes erstaunliches Ergebnis dieser Studie war, daß Murmeltiere im natürlichen Lebensraum mit einer minimalen Körperkerntemperatur von 2,6° C (ARNOLD 1995) deutlich tiefere $T_b$ tolerieren als Murmeltiere, die im Labor winterschlafen. Das kann damit zu tun haben, daß Murmeltiere wegen der unvermeidlichen Störungen in der Laborsituation nicht dieselbe Winterschlaftiefe erreichen, wie im geschützten Winterbau. Tiefere minimale $T_b$ bei freilebenden Murmeltieren könnten aber auch eine Folge unterschiedlicher Ernährung sein. Der Anteil mehrfach ungesättigte Fettsäuren im Körperfett, Substanzen, die Säugetiere nicht selbst synthetisieren können, sondern ausschließlich über die Nahrung aufnehmen, beeinflußt nämlich den Winterschlafverlauf (siehe Kap. „Nahrungsökologie des Alpenmurmeltieres"). Je mehr mehrfach ungesättigte Fettsäuren ein Murmeltier in seinen Fettdepots gespeichert hat, desto länger kann es in Torpor bleiben, desto tiefer sinkt die $T_b$ ab und desto weniger Fett wird das Tier daher über den gesamten Winter verbrauchen (PUDRITZ et al. 1997). Eine besonders wichtige Fettsäure, die sogenannte Linolensäure, ist vor allem in grünen Pflanzenteilen enthalten; davon fressen freilebende Murmeltiere aber mit Sicherheit mehr als im Labor gehaltene und können vielleicht deshalb auch tiefere Körpertemperaturen tolerieren.

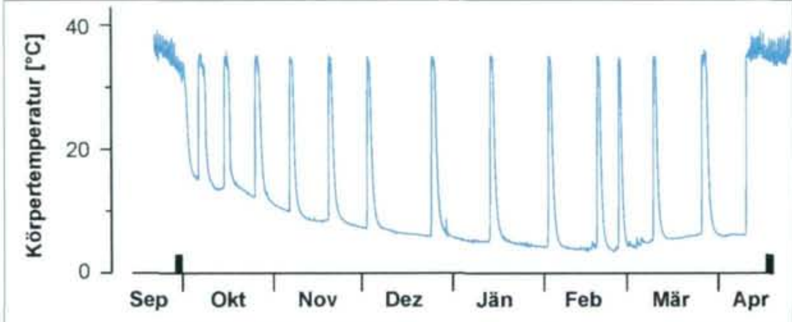



**Abb. 5: Verlauf der Körpertemperatur eines erwachsenen, alleine in einem Bau überwinternden Murmeltiermännchens im natürlichen Lebensraum von September bis April. Die schwarzen Balken auf der X-Achse geben an, wann das Tier endgültig im Winterbau verschwand und dessen Zugänge von innen verschlossen hatte, bzw. wann es im Frühjahr erstmals wieder an der Oberfläche erschien (nach ARNOLD 1993a).**

Die Länge der Torporphasen veränderte sich im Laufe des Winterschlafes in charakteristischer Weise (Abb. 5). Zu Beginn der Winterschlafperiode im Herbst waren die Torporepisoden noch kurz und wurden erst allmählich länger. Während der Übergangsphase vom Sommer- in den Winterzustand wird ersichtlich, daß die Evolution der Fähigkeit zum Winterschlaf ihren Ausgang wahrscheinlich von den physiologischen Mechanismen nahm, die den täglichen Schlaf steuern. Der tägliche Wechsel von Schlaf- und Wachzustand, der bei allen Säugetieren auch mit zyklischen Schwankungen der $T_b$ einhergeht, wird maßgeblich von einer inneren Uhr gesteuert, deren Periodenlänge ungefähr 24 Stunden beträgt. Bei den untersuchten Murmeltieren nahm die Schwankungsbreite der täglichen, rhythmischen Veränderung der $T_b$ bereits im Spätsommer stetig zu und ging zu Beginn der Winterschlafperiode graduell in die ersten Torporphasen über, bei denen die mittlerweile deutlichen, normalerweise aber nur nächtlichen Reduktionen der $T_b$ bereits über mehrere Tage anhielten.

Die längsten Torporphasen traten während des Mittwinters auf und dauerten

durchschnittlich 12 $^1/_2$ Tage (Bereich 4 – 27 Tage, 341 untersuchte Torporphasen). Zum Frühjahr hin verkürzten sich die Torporphasen wieder, allerdings in deutlich geringerem Ausmaß als bei anderen winterschlafenden Arten und häufig waren die Tiere bereits einige Tage vor dem ersten Erscheinen an der Oberfläche im euthermen Zustand. Die Ursache hierfür ist sehr wahrscheinlich in der Vorbereitung auf die Paarungszeit zu suchen, die bei Murmeltieren unmittelbar nach dem Erwachen stattfindet (siehe Kap. „Reproduktion und Paarungssystem bei Alpenmurmeltieren"). Nach der Paarungszeit werden die Gonaden nämlich zurückgebildet und müssen im Spätwinter wieder aktiviert werden. In einer Reihe experimenteller Arbeiten an arktischen Zieseln konnte z.B. gezeigt werden, daß gonadales Wachstum und Testosteronproduktion eine deutliche Temperaturabhängigkeit zeigen und nur in den euthermen Phasen stattfinden (BARNES & YORK 1990, BARNES et al. 1988, BARNES et al. 1987, BARNES et al. 1987, BARNES et al. 1986).

**Abb. 6: Waldmurmeltiere, die von der Nord- (40° N) auf die Südhalbkugel (34° S) der Erde verfrachtet wurden, brauchten mehrere Jahre um ihre innere Jahresuhr mit der abrupt veränderten Jahreszeit wieder zu synchronisieren und ihr jährliches Körpergewichtsmaximum wieder zum Winterschlafbeginn im Herbst, auf der Südhalbkugel im März, zu erreichen (nach DAVIS & FINNIE 1975).**

Auch die Länge der Euthermiephasen ist ziemlich variabel, wobei vor allem die Länge der vorhergegangenen Torporphase entscheidend ist. Auf kurze Torporphasen folgen in der Regel nur kurze Euthermiephasen - ein Befund der wiederum dafür spricht, daß die Akkumulation von wie auch immer gearteten Defiziten die Rückkehr zur Euthermie erfordert und die entsprechenden Reparaturvorgänge um so weniger Zeit in Anspruch nehmen, je kürzer der vorangegangene Torporzustand war. Im Durchschnitt dauerten die Euthermiephasen in natürlichen Winterbauen 19 Stunden (Bereich 1,3 – 136 Stunden, 351 untersuchte Euthermiephasen) und das energieaufwendige Aufwärmen dazu durchschnittlich 9$^1/_2$ Stunden (Bereich 4 – 25$^1/_2$ Stunden, 357 untersuchte Aufwärmphasen) (ARNOLD 1995).

## Steuerung der Winterschlafbereitschaft

Alpenmurmeltiere beginnen mit dem Winterschlaf etwa Ende September, wobei Gruppen ohne Jungtiere etwas früher unter der Erde verschwinden und Gruppen mit Jungtieren manchmal bis in den Oktober hinein noch zu sehen sind. Innerhalb weniger Wochen im September schaltet der Körper eines Alpenmurmeltieres von intensiver Nahrungsaufnahme um auf totales Fasten. Während des Winterschlafes leben Murmeltiere ausschließlich von den Fettreserven, die sie im Laufe des vergangenen Sommers gespeichert haben und verlieren im Durchschnitt etwa ein Drittel ihres Herbstgewichtes (BIBIKOV 1996, ARNOLD 1993a, DAVIS 1976).

Für die rechtzeitige Vorbereitung auf den Winterschlaf ist die Veränderung der Tageslänge im Jahresverlauf das wichtigste Signal, das den Tieren mitteilt, wie weit der Sommer schon fortgeschritten ist. Diese Information wird in ein physiologisches Signal in der Zirbeldrüse umgesetzt, einem sehr alten Gehirnteil, der bei Reptilien die Lichtinformation noch direkt über das Schädeldach erhält. Beim Säugetier gelangt die Information über die Tageslänge durch eine nervöse Verbindung von den Augen zur Zirbeldrüse und diese produziert während der Dunkelzeit das Hormon Melatonin. Melatonin wirkt wiederum auf eine ganze Reihe hormoneller Regelkreise ein und beeinflußt entscheidend die vielfältigen physiologischen und Verhaltensänderungen, die bei einem Murmeltier im Jahresverlauf stattfinden. Darüber hinaus verfügen Murmeltiere über eine innere Uhr mit einer Periodenlänge von ungefähr einem Jahr, die mit dem äußeren Zeitgeber Tageslänge synchronisiert wird und eine korrekte zeitliche Organisation auch ohne äußere Zeitinformation ermöglicht.

Die Existenz einer solchen inneren Jahresuhr bewies überzeugend ein Experiment zur Steuerung der jährliches Gewichtszunahme, das mit amerikanischen Waldmurmeltieren durchgeführt wurde. Nach einer Verfrachtung auf die Südhalbkugel brauchten die Versuchstiere mehrere Jahre, um wieder zur richtigen

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Jahreszeit, nämlich zum Winterschlafbeginn, ihr jährliches Gewichtsmaximum zu erreichen (Abb. 6). Ihre innere Jahresuhr wurde durch die Verfrachtung vom Herbst der Nordhalbkugel ins Frühjahr der Südhalbkugel der Erde vom äußeren Zeitgeber desynchronisiert, ähnlich wie unsere innere Tagesuhr durch eine Flugreise nach Ost oder West vom äußeren Zeitgeber Tag- und Nachtwechsel desynchronisiert wird, mit dem Ergebnis eines „jet lags", dessen Folgen erst nach einigen Tagen verschwinden, wenn der Körper sich auf die Verschiebung der Lichtverhältnisse wieder eingestellt hat. Würden die Murmeltiere sich bei der Steuerung der jährlichen Gewichtszu- und -abnahme und der Winterschlafbereitschaft ausschließlich an der Tageslänge orientieren und über keine innere Jahresuhr verfügen, dann wäre eine Umstellung auf den korrekten Beginn der kalten Jahreszeit, auf der Südhalbkugel etwa März, schon im ersten Jahr nach der Verfrachtung zu erwarten gewesen.

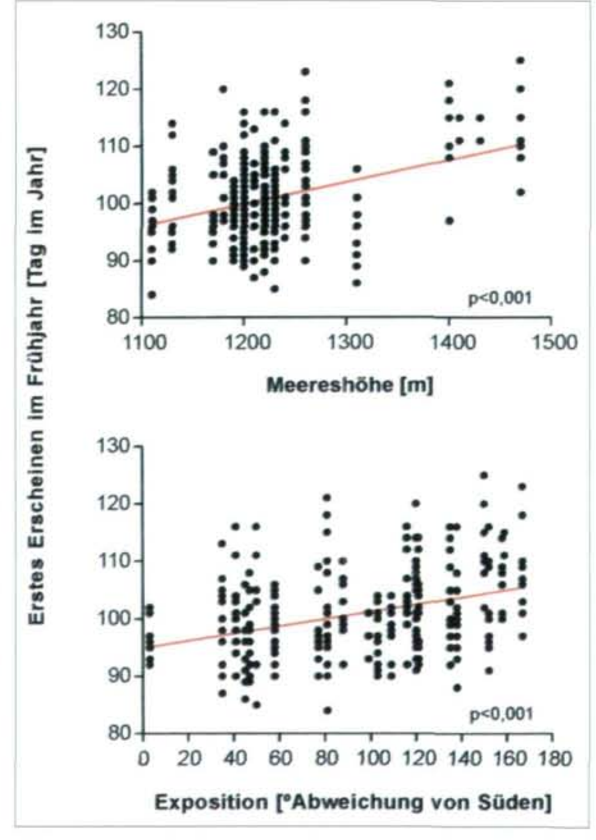
Wozu braucht ein Murmeltier aber eine innere Jahresuhr, wenn doch die Tageslänge und ihre stete Veränderung in den gemäßigten und nördlichen Breiten im Normalfall sehr zuverlässig darüber informiert, welche Jahreszeit gerade herrscht? Eine innere Uhr ist dann unverzichtbar, wenn ein Tier über längere Zeit von jeder externe Zeitinformation abgeschnitten ist und mit einer solchen Situation sind Murmeltiere in ihren Winterbauen konfrontiert. Trotz vollständiger Isolation von der Außenwelt, tief in der Erde, sagt ihnen ihre innere Jahresuhr zuverlässig, wie lange sie winterschlafen müssen. Pünktlich nach 6-7 Monaten erscheinen sie im April wieder an der Oberfläche, obwohl die Umgebungstemperaturen im Winterbau, außer in den seltenen schneearmen Jahren mit früher Schneeschmelze, noch nicht wieder ansteigen, sondern wie in den Vormonaten weiter absinken (siehe Abb. 17, Kap. „Allgemeine Biologie und Lebensweise des Alpenmurmeltieres") und auch sonst keinerlei Außenreize durch die oft noch meterhohe Schneedecke zu den Tieren im Winterbau vordringen, an denen erkenntlich wäre, daß der Frühling Einzug hält.

Die Steuerung der Winterschlafbereitschaft sorgt dafür, daß sich die Aufwachzeitpunkte der in einem bestimmten Bau überwinternden Tiere von Jahr zu Jahr nur unerheblich unterscheiden. Größere Unterschiede bestehen dagegen je nach Lage eines Winterbaues. Tiere, die in südexponierten Bauen überwintern oder in tiefer gelegenen Bauen, erscheinen früher an der Oberfläche (Abb. 8). Offensichtlich ist die innere Jahresuhr der Alpenmurmeltiere nicht ganz unabhängig von der Temperatur. In Bauen an Nordhängen und in Hochlagen ist es kälter und deshalb sinkt die $T_b$ der dort winterschlafenden Tiere auch schon früher auf niedrige Werte und wahrscheinlich tickt ihre innere Jahresuhr deshalb etwas langsamer. Auf jeden Fall ist das spätere Erwachen an Nordhängen und in Hochlagen recht sinnvoll, denn dort setzt die Schneeschmel-



**Abb. 7:**
**Obwohl im tiefen Winterbau, begraben unter einer oft noch mächtigen Schneedecke, nichts auf den Beginn des Frühlings schließen läßt, erwachen die Murmeltiere rechtzeitig aus dem Winterschlaf.**

**Abb. 8:**
**Der Aufwachzeitpunkte im Frühjahr und der Einfluß von Meereshöhe, bzw. Exposition des Winterbaues.**



© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ze deutlich später ein und es dauert länger bis es für die Tiere wieder das erste frische Grün zum Fressen gibt.

## Soziale Thermoregulation

Die zeitweise Aufgabe der hohen Körpertemperatur leistet ohne Zweifel den größten



**Abb. 9:**
**Eng aneinander geschmiegt im gut mit Heu gepolsterten Nest verbringt die Murmeltierfamilie den langen Bergwinter.**

Beitrag zu der drastischen Reduktion des Energiebedarfes, die es Murmeltieren ermöglicht kalte und lange Winter zu überleben. Für die erfolgreiche und dauerhafte Besiedlung alpiner Lebensräume würde diese Fähigkeit alleine jedoch nicht ausreichen. Die Temperaturverhältnisse in Winterbauen im Hochgebirge ermöglichen es Murmeltieren nur bis etwa Anfang Dezember ihre Stoffwechselaktivität im Torpor auf ein Minimum zu reduzieren (siehe Abb. 17, Kap. „Allgemeine Biologie und Lebensweise des Alpenmurmeltieres"). Für die restlichen 2/3 der Winterschlafzeit sind sie Umgebungstemperaturen ausgesetzt, bei denen ein einzeln winterschlafendes Tier ständig Wärme produzieren muß, um ein gefährliches Absinken der $T_b$ und den Kältetod zu vermeiden (Abb. 2, ARNOLD et al. 1991). Nur kräftige und wohlgenährte erwachsene Tiere sind in der Lage, diese Bedingungen alleine zu überstehen; geschwächte Tiere und vor allem Jungtiere wären chancenlos. Nach dem erstmaligen Erscheinen aus dem Wurfbau bleiben den Jungen höchstens noch drei Monate für weiteres Wachstum und fett werden. Junge Murmeltiere verfügen deshalb, relativ zu ihrem Körpergewicht gesehen, zum Winterschlafbeginn nur über etwa 60% der Fettreserven, die erwachsene Tiere zu diesem Zeitpunkt im Durchschnitt haben (ARNOLD 1993a). Dieses Fettreservoir reicht nicht aus, um den Energiebedarf für eine 6-7monatige Winterschlafzeit zu decken, den ein Jungtier hätte, falls es alleine überwintern würde. Die Antwort, die Murmeltiere im Laufe der Evolution zur Lösung dieser Probleme fanden, ist einzigartig unter den Winterschläfern – sie überwintern selten alleine (nur auf der Wanderschaft, siehe Kap. „Verzögerte Abwanderung und gemeinschaftliche Jungenfürsorge") und wärmen die Jungen während ihrer ersten Überwinterung.

Wie die meisten Murmeltierarten leben auch Alpenmurmeltiere in großen Gruppen, die in der Regel erweiterte Familienverbände sind (siehe Kap. „Allgemeine Biologie und Lebensweise des Alpenmurmeltieres"). Die wichtigste Errungenschaft dieser sozialen Lebensweise ist die gemeinsame Überwinterung in einem Bau. Eng aneinander geschmiegt verbringen die Tiere den Winter in der mit Heu ausgepolsterten Nestkammer und wärmen sich gegenseitig (Abb. 9). Selbst die größten Gruppen (bis zu 20 Tiere), oder solche die in ihrem Wohngebiet nachweislich über mehrere zur Überwinterung geeignete Baue verfügen, teilen sie sich nicht auf, sondern alle Familienmitglieder ziehen stets gemeinsam in einen Winterbau ein (ARNOLD 1990).

In einer Laborstudie konnte Sylvia ORTMANN zeigen, daß in Gruppen winterschlafende Murmeltiere im tiefen Winterschlaf bei niedrigen Temperaturen einen geringeren Sauerstoffverbrauch pro Stunde und kg Körpergewicht haben als einzeln schlafende Tiere. Gruppentiere lassen ihre $T_b$ auch tiefer sinken und beginnen auch erst bei deutlich tieferen Umgebungstemperaturen mit der Steigerung der Wärmeproduktion, um ein weiteres Absinken der $T_b$ zu verhindern (Abb. 10).

Aus dem im Labor ermittelten Energieverbrauch während der verschiedenen Winterschlafphasen ließ sich ungefähr abschätzen, wieviel Energie die Tiere durch den Winterschlaf einsparen und wieviel durch die soziale

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Thermoregulation. Ein einzeln unter Laborbedingungen winterschlafendes Murmeltier verbraucht über die ganze Winterschlafzeit bei einer konstanten Umgebungstemperatur von 5°C insgesamt um ca. die Hälfte weniger Energie als ein Tier, das die ganze Zeit über im euthermen Zustand verbliebe; Gruppentiere reduzieren ihren Energiebedarf noch stärker auf nur ein Viertel dieses Wertes (ORTMANN & HELDMAIER 1999). Der Grund hierfür liegt vor allem in der geringeren Wärmeabstrahlung der Gruppentiere. Durch das enge Aneinanderkuscheln wirkt die ganze Gruppe wie ein großer Körper, der wegen eines wesentlich günstigeren Oberflächen-Volumen-Verhältnisses viel weniger Wärme an die kalte Umgebung abstrahlt. Dieser Effekt wirkt sich bereits in der Einschlafphase aus. Je mehr erwachsene Tiere in einer Winterschlafgruppe sind, desto langsamer kühlen die Tiere aus und erreichen dadurch um so später die kritische $T_b$, die erhöhte Thermoregulationskosten bedingt (ARNOLD 1988).

Obwohl diese Zahlen schon eindrucksvoll belegen, daß soziale Thermoregulation eine sehr effiziente Energiesparmaßnahme darstellt, so unterschätzen die Laborbefunde die tatsächliche Bedeutung dieses Verhaltens doch erheblich. Ein wesentlicher Aspekt der sozialen Thermoregulation tritt nämlich im Labor so gut wie nie auf, die Synchronisation individueller Winterschlafverläufe. In Winterschlafgruppen, in denen sich keine Jungtiere befinden, erfolgen die regelmäßigen Wechsel von langen Perioden im tiefen Torpor und kurzen Euthermieintervallen bei allen Gruppenmitgliedern praktisch zeitgleich (Abb. 11).

Berechnet man Korrelationen zwischen den $T_b$-Verläufen über den ganzen Winter von Gruppentieren, so sind Korrelationskoeffizienten von 0,99 keine Seltenheit. Manche Tiere sind so perfekt aufeinander abgestimmt, daß sich ihre $T_b$-Kurven mit dem bloßen Auge kaum mehr unterscheiden lassen. In Abb. 11. sind deshalb die $T_b$-Verläufe von zwei Individuen aus einer Winterschlafgruppe von fünf erwachsenen Tiere dargestellt, die nicht zu den am besten synchronisierten gehörten. Der

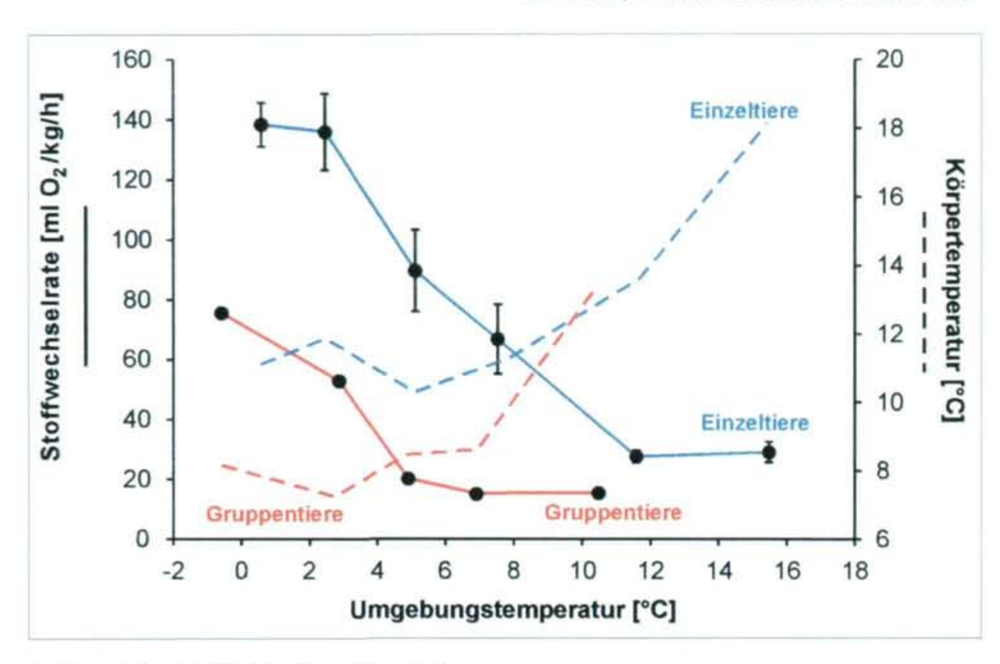



**Abb. 10:** Der Sauerstoffverbrauch während des Winterschlafes als direktes Maß der Wärmeproduktion und die resultierende Körpertemperatur von Einzel- und Gruppentieren im Labor bei unterschiedlichen Umgebungstemperaturen (nach ORTMANN 1997).

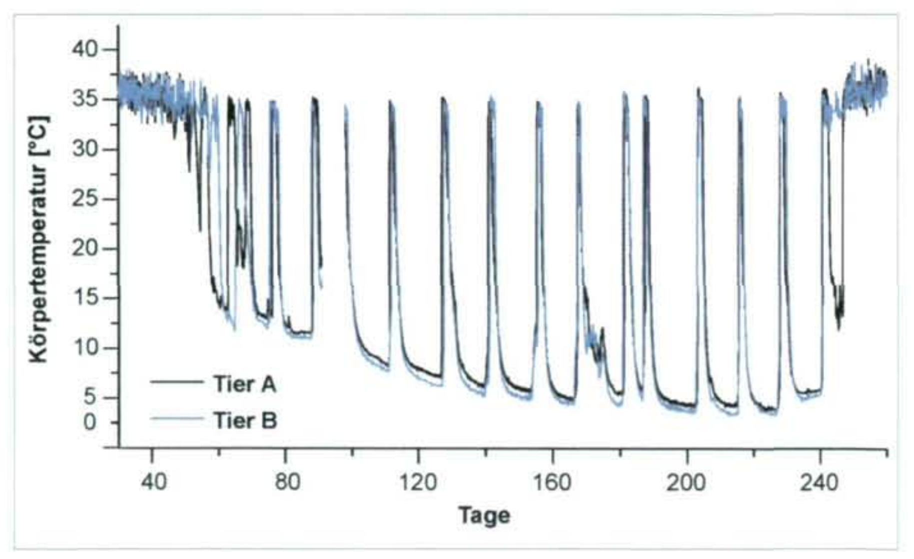



**Abb. 11:** Gemeinsam überwinternde Murmeltiere vollziehen die regelmäßigen Wechsel vom tiefen Winterschlaf zu kurzen Perioden mit hoher Körpertemperatur beinahe zeitgleich und reduzieren auf diese Weise ihre Wärmeverluste an die kalte Umgebung. Die Abbildung zeigt den Körpertemperaturverlauf von zwei Individuen aus einer fünfköpfigen Winterschlafgruppe.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

energetische Vorteil zeitgleicher Unterbrechungen des Winterschlafes liegt auf der Hand: die höchsten Wärmeverluste an die kalte Umgebung haben Murmeltiere während der Euthermie, wenn der Unterschied zwischen $T_b$ und Umgebungstemperatur besonders hoch ist. Jede Minute, die ein Tier alleine seine $T_b$ in dem kalten Bau auf dem euthermen Niveau halten muß, ist energetisch gesehen sehr teuer. Der Energiespareffekt synchroner Euthermieereignisse schlug sich bei den in Berchtesgaden untersuchten Tieren deutlich im Fettverbrauch nieder - je besser Gruppengenossen ihre Unterbrechungen des tiefen Winterschlafes synchronisiert hatten, desto weniger nahmen sie während der gesamten Winterschlafzeit an Körpergewicht ab (RUF & ARNOLD, unveröffentlichte Daten).

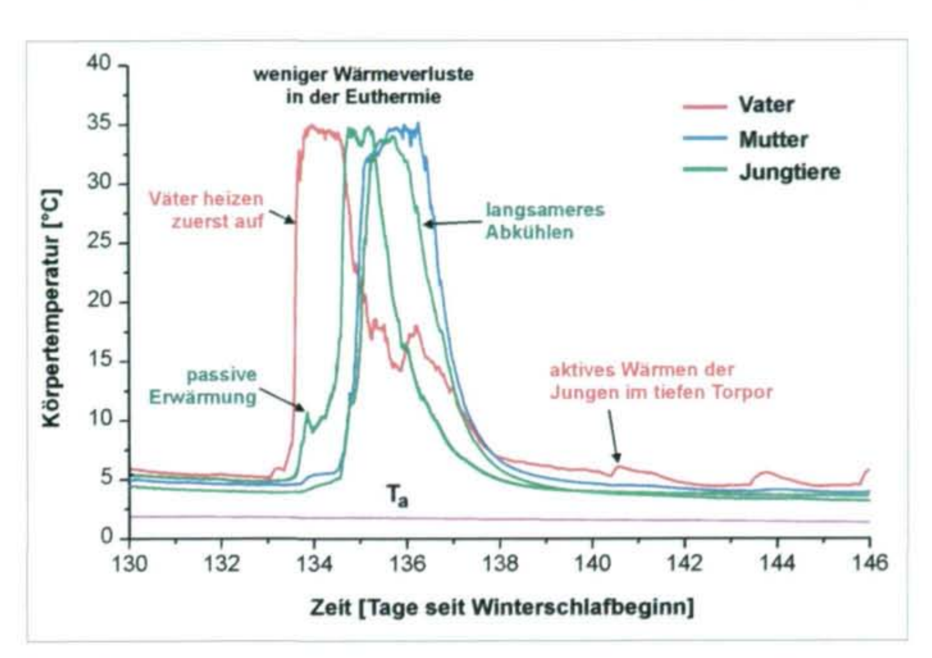



**Abb. 12:**
**Jungenfürsorge während des Winterschlafes. Die entsprechenden Verhaltensweisen der Erwachsenen und deren Effekte auf die Jungtiere sind am Verlauf der Körpertemperaturen während einer typischen Unterbrechung des Winterschlafes und der anschließenden Torporphase zu sehen.**

Aufgrund der Notwendigkeit rasch auf das Verhalten anderer Individuen im Nest reagieren zu können, wird auch eine Eigenschaft der Murmeltiere verständlich, die lange Zeit ein Rätsel für die Winterschlafforschung war. Bei Murmeltieren bleibt nämlich auch im tiefen Torpor die Körperoberfläche sensibel gegen Temperaturveränderungen, ganz im Gegensatz zu einzeln winterschlafenden Tierarten, die Temperaturveränderungen nur noch im Hirn wahrnehmen (LUECKE & SOUTH 1972; MILLS & SOUTH 1972).

Deutlich schlechter ist die Synchronisation der Winterschlafunterbrechungen in Gruppen, in denen sich Jungtiere befinden. Der Grund hierfür ist ein in mehrerer Hinsicht verändertes Thermoregulationsverhalten bei Tieren, die Jungtiere während der Überwinterung wärmen. Ungefähr nach Unterschreiten einer Bautemperatur von 5° C unterbrachen diese Tiere den Winterschlaf schon nach wenigen Tagen im Torpor. In diesen Fällen folgten ihnen die meisten anderen Gruppenmitglieder nicht, sondern verblieben im tiefen Winterschlaf. Durch den Körperkontakt zu den euthermen Tieren wurden sie passiv erwärmt und ihre $T_b$ für längere Zeit wieder in den günstigen Bereich gehoben, der eine Reduktion der Stoffwechselintensität auf das Minimum erlaubt. Vor allem den Jungtieren kam dies zu gute, da sie überwiegend in die Mitte einer Winterschlafgruppe liegen. War dann die Zeit zur Rückkehr in die Euthermie auch für Jungtiere gekommen, so profitierten sie ein zweites Mal durch passives erwärmt werden. In der Regel heizten andere Gruppenmitglieder schon Stunden vor den Jungtieren zur hohen $T_b$ der Euthermie auf und hoben die $T_b$ der noch torpiden Jungtiere durch engen Körperkontakt so weit an, daß diese beim Erwachen nur noch ein deutlich geringeres Temperaturgefälle mit eigener Wärmeproduktion zu überwinden hatten (Abb. 12).

Erwachsene Murmeltiere sorgen jedoch nicht nur durch zusätzliche Euthermieintervalle für die Jungen, sondern kontinuierlich auch während des tiefen Winterschlafes. Sie halten während der Torporphasen ihre $T_b$ etwa 3° C über der Umgebungstemperatur, während Tiere, die sich nicht um Junge kümmern, wie die Jungen selbst lediglich einen Abstand von 1,5 - 2° C halten (ARNOLD 1993b). Auf diese Weise wird erreicht, daß die Jungen selbst im tiefen Torpor ständig leicht gewärmt werden.

Zum Schluß bleibt noch die Frage, wer denn nun die wichtige Aufgabe des Wärmens von Jungtieren übernimmt. Es sind keinesfalls alle älteren Gruppenmitglieder, die diese energieaufwendige und anstrengende Tätigkeit auf sich nehmen. Die Tiere unterscheiden offensichtlich sehr genau nach Verwandtschaftsgrad und die Hauptlast tragen die Väter und erwachsene, vor allem männliche Geschwister der Jungtiere (ARNOLD 1993a, ARNOLD 1990, Kap. „Verzögerte Abwanderung und gemein-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

schaftliche Jungenfürsorge“). Ganz im Gegensatz zu den Männchen der meisten Säugetiere sind Murmeltierväter also sehr fürsorglich um das Wohlergehen ihres Nachwuchses bemüht und ältere Brüder scheinen in diese Rolle schon als Helfer hinein zu wachsen, wenn sie nicht selbst schon Vaterpflichten wahrnehmen (siehe Kap. „Reproduktion und Paarungssystem bei Alpenmurmeltieren“). Ein Murmeltierweibchen wäre mit der Aufgabe für die Jungen auch noch während der Überwinterung zu sorgen nach der anstrengenden Trag- und Säugezeit völlig überfordert. Selbst ein Elternpaar hat es, auf sich alleine gestellt, noch sehr schwer die Jungen über den Winter zu bringen. Erst die Überwinterung in der Großfamilie, in der sich die energetischen Kosten des Wärmens der Jungtiere auf viele verwandte Tiere verteilen, sichert das Überleben der strengen Winter im Hochgebirge.

## Zusammenfassung

Die Fähigkeit zum Winterschlaf ist die wohl wichtigste Eigenschaft der Murmeltiere, die es ihnen ermöglicht, dauerhaft so unwirtliche Gegenden wie die Hochalpen zu besiedeln. Durch eine Reduktion der Stoffwechselrate auf 3-5 Prozent des Sommerniveaus kann die Körpertemperatur der Murmeltiere auf bis zu 2,6° C sinken. In diesem extrem energiesparenden Zustand der Kältestarre können die Tiere aber nur eine begrenzte Zeit verweilen. Aus bisher noch ungeklärten Gründen unterbrechen sie regelmäßig nach ca. 12 Tagen für etwa einen Tag den Winterschlaf und erwärmen sich zu einer Körpertemperatur von durchschnittlich 34,5° C. Damit bleiben sie auch in den Wachphasen 3,7° C unter der durchschnittlichen sommerlichen Körpertemperatur. Während der tiefen Kältestarre bleiben winterschlafende Murmeltiere sensibel gegen Außenreize und beginnen ab einer kritischen Temperaturschwelle wieder Wärme zu produzieren, um ein weiteres Absinken der Körpertemperatur und das Risiko des Kältetodes zu vermeiden. In natürlichen Winterbauen herrschen solche Temperaturbedingungen über den größten Teil der Winterschlafzeit.

An der Steuerung der jährlichen Gewichtsveränderungen und der Winterschlafbereitschaft sind eine innere Jahresuhr und die Veränderungen der Tageslänge im Jahresverlauf als äußerer Zeitgeber beteiligt. Während der gesamten Winterzeit nehmen die Murmeltiere keine Nahrung zu sich. Sie zehren von den Fettreserven, die sie sich im Sommer angefressen haben und verlieren im Durchschnitt 1/3 ihres Herbstgewichtes. Da diese Pflanzenfresser in der Regel bereits lange vor der Schneeschmelze den Winterschlaf beenden, sind sie auch nach dem Erwachen noch auf Fettreserven angewiesen. Der gesamte Energiebedarf während der Fastenzeit kann alleine mit der Herabsetzung der Stoffwechselrate nicht ausreichend verringert werden, vor allem nicht bei Jungtieren, denen nach dem erstmaligen Erscheinen aus dem Wurfbau nur ca. 3 Monate bleiben, um Fett für die 6-7 monatige Winterschlafzeit zu speichern. Zur weiteren Reduktion des Energiebedarfes überwintern bei Murmeltieren deshalb die bis zu 20 Mitglieder einer Gruppe stets gemeinsam in einem Bau. Sie schmiegen sich eng aneinander und synchronisieren die regelmäßigen Wechsel von Kältestarre zu hoher Körpertemperatur, wodurch jedes Tier weniger Wärme an die kalte Umgebung verliert. Für die besonders gefährdeten Jungtiere wird zusätzlich gesorgt, indem sie in die Mitte der Winterschlafgruppe genommen werden und verwandte erwachsene Gruppenmitglieder sie durch leicht erhöhte Körpertemperatur oder zusätzliche Aufwachintervalle aktiv wärmen.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Anschrift des Verfassers:
Univ.Prof. Dr. Walter ARNOLD
Forschungsinstitut für Wildtierkunde und Ökologie
Veterinärmedizinische Universität Wien
Savoyenstraße 1
A-1160 Wien
Austria
e-mail: walter.arnold@vu-wien.ac.at

## Literaturverzeichnis

ARNOLD W. (1988): Social thermoregulation during hibernation in alpine marmots (*Marmota marmota*). — J. Comp. Physiol. B **158**: 151-156.

ARNOLD W. (1990): The evolution of marmot sociality: II. Costs and benefits of joint hibernation. — Behav. Ecol. Sociobiol. **27**: 239-246.

ARNOLD W. (1993a): Energetics of social hibernation. — In: CAREY C., FLORANT G.L., WUNDER B.A. & B. HORWITZ (Hrsg.), Life in the Cold: Ecological, Physiological, and Molecular Mechanisms, Westview Press, Boulder, pp. 65-80.

ARNOLD W. (1993b): Social evolution in marmots and the adaptive value of joint hibernation. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. **86**(2): 79-93.

ARNOLD W. (1995): Social behaviour and telemetric assessment of thermoregulation in hibernating marmots. — In: ALLEVA E., FASOLO A., LIPP H.P., NADEL L. & L. RICCERI (Hrsg.), Behavioural brain research in naturalistic and semi-naturalistic settings, Kluwer, Amsterdam, pp. 395-411.

ARNOLD W., HELDMAIER G., ORTMANN S., POHL H., RUF T. & S. STEINLECHNER (1991): Ambient temperatures in hibernacula and their energetic consequences for alpine marmots (*Marmota marmota*). — J. thermal Biol. **16**: 223-226.

BARNES B.M. & A.D. YORK (1990) Effect of winter high-temperatures on reproduction and circannual rhythms in hibernating ground-squirrels. — J. Biol. Rhythms **5**: 119-130.

BARNES B.M., LICHT P. & I. ZUCKER (1987): Temperature dependence of in vitro androgen production in testes from hibernating ground squirrels, *Spermophilus lateralis*. — Can. J. Zool. **65**: 3020-3023.

BARNES B.M., KRETZMANN M., LICHT P. & I. ZUCKER (1986): The influence of hibernation on testis growth and spermatogenesis in the golden-mantled ground squirrel, *Spermophilus lateralis*. — Biol. Reprod. **35**: 1289-1297.

BARNES B.M., KRETZMANN M., ZUCKER I. & P. LICHT (1987): FSH, LH, and testosterone (T) during periodic and terminal arousals from hibernation in the golden-mantled ground squirrel. — Am. Zool. **27**: 71.

BARNES B.M., KRETZMANN M., ZUCKER I. & P. LICHT (1988): Plasma androgen and gonadotropin levels during hibernation and testicular maturation in golden-mantled ground squirrels. — Biol. Reprod. **38**: 616-622.

BIBIKOV D.I. (1996): Die Murmeltiere der Welt. — 2. Auflage, Westarp Wissenschaften, Magdeburg.

DAAN S., BARNES B.M. & A.M. STRIJKSTRA (1991): Warming up for sleep? - ground squirrels sleep during arousals from hibernation. — Neurosci. Lett. **128**: 265-268.

DAVIS D.E. (1976): Hibernation and circannual rhythms of food consumption in marmots and ground squirrels. — Quart. Rev. Biol. **51**: 477-514.

DAVIS D.E. & E.P. FINNIE (1975): Entrainment of circannual rhythm in weight of woodchucks. — J. Mammal. **56**: 199-203.

DUBOIS R. (1896): Physiologie comparée del la marmotte. — Masson, Paris.

FLORANT G.L., TURNER B.M. & H.C. HELLER (1978): Temperature regulation during wakefulness sleep and hibernation in marmots. — Am. J. Physiol. **235**: R82-R88.

FREY-ROOS F. (1998): Geschlechtsspezifisches Abwanderungsmuster beim Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*). — Dissertation Philipps-Universität Marburg.

GESNER C. (1669, 1995): Thierbuch. — Unveränderter Nachdruck der Ausgabe. Frankfurt, Serlin, Schlütersche Verlagsanstalt, Hannover.

HELDMAIER G. & T. RUF (1992): Body temperature and metabolic rate during natural hypothermia in endotherms. — J. Comp. Physiol. B **162**: 696-706.

HELDMAIER G., ORTMANN S. & G. KÖRTNER (1993): Energy requirements of hibernating alpine marmots. — In: CAREY C., FLORANT G.L., WUNDER B.A. & B. HORWITZ (Hrsg.), Life in the cold: ecological, physiological and molecular mechanisms, Westview Press, Boulder, pp. 175-183.

LUECKE R.H. & F.E. SOUTH (1972): A possible model for thermoregulation during deep hibernation. — In: SOUTH F.E., HANNON J.P., WILLIS J.S., PENGELLEY E.T. & N.R. ALPERT (Hrsg.), Hibernation and hypothermia, perspectives and challenges, Elsevier, Amsterdam, pp. 577-604.

MILLS S.H. & F.E. SOUTH (1972): Central regulation of temperature in hibernation and normothermia. — Cryobiology **9**: 393-403.

ORTMANN S. (1997): Strategien der saisonalen Anpassung beim Alpenmurmeltier (*Marmota marmota* L.). — Dissertation Philipps-Universität Marburg.

ORTMANN S. & G. HELDMAIER (1999): Regulation of body temperature and energy requirements of hibernating Alpine marmots (*Marmota marmota*). — Am. J. Physiol., im Druck.

PUDRITZ S., FREY-ROOS A., RUF T. & W. ARNOLD (1997): Die Zusammensetzung der Triglyceride des weißen Fettgewebes und deren Einfluß auf den Winterschlaf beim Alpenmurmeltier *Marmota marmota*. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. **90**(1): 139.

STRIJKSTRA A.M. (1999): Periodic euthermy during hibernation in the European ground squirrel: causes and consequences. — Dissertation University of Groningen, Ponsen & Looyen, Wageningen.

TÜRK A. & W. ARNOLD (1988): Thermoregulation as a limit to habitat use in alpine marmots (*Marmota marmota*). — Oecologia **76**: 544-548.